DOI: 10.5846/stxb201711082000

王秋玲,周广胜.春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究.生态学报,2018,38(19): - . Wang Q L,Zhou G S.Comparisons between common stomatal conductance models under progressive drought in spring maize. Acta Ecologica Sinica, 2018,38 (19): - .

春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究

王秋玲^{1,2},周广胜^{1,3,*}

1 中国气象科学研究院,北京 100081
 2 南京信息工程大学应用气象学院,南京 210044
 3 南京信息工程大学气象灾害预警协同创新中心,南京 210044

摘要:气候变化背景下,干旱频发导致的土壤水分变化将影响气孔导度模型的适用性,进而影响生态系统碳-氮-水循环模拟的 准确性。基于春玉米持续干旱田间模拟试验资料,比较了常用气孔导度模型在干旱条件下的模拟效果,评价了土壤水分响应函 数对气孔导度模型效果的影响,并探讨了气孔导度模型的适用土壤水分范围。结果表明,在持续干旱过程中,模型模拟效果表 现为 BBL 模型最优,其次是 USO 模型和 BWB 模型,Jarvis 模型最差;引入土壤水分响应函数,提高了 BWB 模型和 USO 模型的 模拟效果,而降低了 Jarvis 模型和 BBL 模型模拟效果,模型模拟效果表现为 USO 修正模型最优,其次是 BBL 修正模型和 BWB 修正模型,Jarvis 修正模型最差。在持续干旱过程中,Jarvis 模型和 BWB 模型的剩余气孔导度较大,而 BBL 模型和 USO 模型的 剩余气孔导度相对较小,表明 BBL 模型和 USO 模型在干旱条件下具有一定的稳定性。基于 95% 置信区间判断表明;Jarvis 模 型、BBL 模型和 USO 模型在土壤相对湿度范围为 33%—83%条件下适用,而 BWB 模型的适用土壤相对湿度范围为 33%—76%, 引入水分响应函数后可在试验条件下适用。研究结果可为干旱条件下选取合适的气孔导度模型以准确模拟陆地生态系统碳循 环和水循环提供依据,并为改善农业水资源的有效使用和评估提供支撑。

关键词:气孔导度模型;春玉米;持续干旱;水分响应函数;适用性

Comparisons between common stomatal conductance models under progressive drought in spring maize

WANG Qiuling^{1,2}, ZHOU Guangsheng^{1,3,*}

1 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

2 College of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

3 Collaborative Innovation Center on Forecast Meteorological Disaster Warning and Assessment, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: The accurate simulation of stomatal behavior in diverse soil moisture conditions is important for the characterization of the responses and the adaptive mechanisms of vegetation ecosystems to climate change and for the prediction of the carbon and water cycles between the plants and the atmosphere in the context of climate change. Based on the leaf gas exchange parameters data for spring maize from a field progressive drought manipulation experiment, the applicability of four common stomatal conductance models (Jarvis, BWB, BBL, and USO) in spring maize were studied under drought conditions, the effects of the soil water response function on the stomatal conductance models were evaluated, and a suitable soil moisture range for each stomatal conductance model was discussed. The results revealed that the simulation accuracy of the Jarvis, BWB, BBL, and USO models was affected by the soil relative water content (SRWC). In

基金项目:国家自然科学基金重点项目(41330531,31661143028);公益性行业(气象)科研专项(重大专项)(GYHY201506001-3)

收稿日期:2017-11-08; 网络出版日期:2018-00-00

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: gszhou@ camscma.cn

progressive drought conditions, the BBL model performed the best, followed by the USO model and the BWB model, and the Jarvis model performed the worst. After the introduction of the soil water response function, the modified USO model performed the best, followed by the modified BBL and BWB models, and the modified Jarvis model performed the worst. The simulation accuracy of the BWB and USO models was improved by the introduction of the soil water response function; the normalized root mean square error (NRMSE) value decreased by 1.99% and 1.02%, respectively, and the relative error (RE) value decreased by 3.20% and 0.63%, respectively. Although the performance of the Jarvis and BBL models decreased after the introduction of the soil water response function, the NRMSE value increased by 4.70% and 3.45%, respectively, and the RE value increased by 6.02% and 2.00%, respectively. The residual stomatal conductance of the BBL and USO models was relatively smaller than that of the Jarvis and BWB models, which indicated that the BBL and USO models displayed considerable stability under progressive drought conditions. According to the relationship between stomatal conductance and SRWC and in terms of the 95% confidence intervals, the Jarvis, BBL, and USO models were applicable when SRWC was between 33% and 83%, whereas the BWB model was applicable when SRWC was between 33% and 76%. After the introduction of the soil water response function, the modified BWB model could be applicable for the current experimental soil moisture range. The results might provide references for the selection of suitable stomatal conductance models to improve the efficient use and assessment of agricultural water resources.

Key Words: stomatal conductance models; spring maize; progressive drought; water response function; applicability

干旱胁迫是在世界范围内限制植物生产的最主要因素之一^[1-2]。全球气候变化被认为对植物生长区域 干旱频率和程度均有影响^[34]。气孔控制叶片和大气之间的水汽(H₂O)和二氧化碳(CO₂)传输,影响植物的 生产力和水分利用效率^[5],进而影响全球碳循环和水循环^[6]。植物叶片气孔导度受辐射、温度和水汽压亏缺 等环境因子影响^[7],木质部汁液中的脱落酸(ABA)和叶片水势均参与植株水平的气孔控制,且对不同物种的 作用不同^[8]。在对气孔的环境响应机理认识不足时,模型模拟成为最有效和适宜的工具^[9-10]。

目前,常用气孔导度模型主要包括基于气孔导度与环境因子关系建立的经验模型^[11]、基于气孔导度与光 合作用关系建立的半经验模型^[12-13]以及基于最优气孔行为理论建立的模型^[14]。气孔导度模型不仅被广泛用 于全球气候模式^[15-16],而且被用于各类生态系统模拟,如小麦^[17-18]、玉米^[19-20]、森林^[10, 21-22]、草地^[23]和芦苇湿 地^[24]等生态系统。研究发现,气孔导度模型的模拟准确性受研究对象、试验区域、环境条件、时间尺度的影 响^[25]。现有研究在选择气孔导度模型时缺乏相关依据^[26],不同研究者对于不同类型生态系统、甚至同一类 型生态系统所用的气孔导度模型并不相同,在模拟干旱影响时,未考虑到模型的适用范围,难以准确反映水分 亏缺程度^[27]。

玉米是世界第一大粮食作物,在整个生长期间对干旱非常敏感^[28]。作为东北地区的主栽作物之一,玉米 播种面积占东北三省粮食作物播种面积的55.2%,年产量占全国玉米产量的33.8%^[29]。准确模拟水分胁迫 条件下玉米的气孔行为,对于理解玉米对干旱的响应和适应机制具有重要意义^[30]。为此,本研究以春玉米为 研究对象,基于拔节期-抽雄期持续干旱田间模拟试验的气体交换参数观测资料,研究4种常用气孔导度模型 在干旱过程的适用性,揭示引入土壤水分响应函数对不同气孔导度模型模拟效果的影响,同时探讨4种常用 气孔导度模型适用的土壤水分范围,为气孔导度模型在干旱区域的应用及作物干旱监测和预警提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验设计和环境条件

试验在辽宁省锦州市生态与农业气象中心进行(41°09′N, 121°12′E, 海拔 27.4 m)。试验区地处亚欧大陆东北部,属温带半湿润季风气候。该区多年(1981—2010)平均气温为 9.9℃,平均降水量为 568 mm,年极端最高气温 41.8℃,年极端最低气温-31.3℃,年无霜期 144—180 d。试验区土壤为典型棕壤土,pH 值为 6.3,有

机质 1.8%, 全氮含量 0.1%, 0—100 cm 土壤田间持水量平均值 22.3%, 凋萎湿度 6.5%, 容重 1.616 g/ cm^{3[31]}。

控制试验于2016年在农田土壤水分控制试验场进行。试验小区为5m×3m,小区间有深2m、宽0.15m 水泥隔离层防止不同水分控制区之间横向水分交换。试验小区上方有大型电动防雨棚用于遮挡自然降水。 供试玉米品种为丹玉405,为中熟品种。2016年5月23日播种,2016年9月28日收获。玉米行距为50cm, 株距为35cm,种植密度与大田一致,为5.3株/m²。播种后施肥,所用肥料为控得安控释掺混肥料,总养 分≥50%,控释氮≥21%,每公顷600kg。拔节前所有处理均充分灌水,6月29日进行最后一次灌水后处理 开始。试验设对照(Control)、干旱处理1(Drought 1,简称D1)和干旱处理2(Drought 2,简称D2)共3个处理, 每个处理3个重复。对照处理Control在全生育期内维持土壤水分条件适宜;D1处理为拔节期开始控水4周 后(7月27日)复水,D2处理为拔节期开始控水6周后(8月10日)复水;复水参照对照处理。每隔七天进行 一次观测,共取样观测5次。观测时各处理春玉米的发育期见表1。为研究气孔导度模型在春玉米持续干旱 过程中的适用性,气孔导度模拟数据将只选取复水前数据(n=39)。

	Table 1	Growth period of sp	ring maize on each obser	vation		
处理 Treatment	7月1日 July 1st	7月7日 July 7th	7月14日 July 14th	7月22日 July 22th	7月29日 July 29th	-
对照 Control		拔节期		大喇叭口期	 抽雄期	-
干旱处理 1 Drought 1	拔节初期	拔节期	大喇叭口期	大喇叭口期	抽雄期	
干旱处理 2 Drought 2	拔节初期	拔节期	大喇叭口期	大喇叭口期	抽雄期	

表 1 观测日期对应春玉米发育期

1.2 测定内容与方法

1.2.1 土壤含水量

采用烘干称重法测定 0—50 cm 每 10 cm 土壤分层含水量,每个处理均有 3 个重复。土壤含水量 θ 的计算公式如下:

$$\theta = \frac{W_c - W_D}{W_D - W_P} \times 100 \tag{1}$$

土壤相对湿度 SRWC(%)的计算式如下:

$$SRWC = \frac{\theta}{\theta_f} \times 100$$
 (2)

式中, W_c 是湿土和空盒重(g), W_p 是空盒重(g), W_p 是干土和空盒重(g), θ_f 是田间持水量(%)。 **1.2.2** 叶片气体交换参数

选择晴朗无云天气 9:30—11:30 进行叶片气体交换参数的观测。利用 LI-6400 便携式光合作用系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA),采用荧光叶室测定春玉米顶部第一片展开叶光合速率 $(A_n, \mu \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ 、蒸 腾速率 $(T_r, \text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ 、气孔导度 $(g_s, \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ 等叶片气体交换参数以及叶温 (T_l, \mathbb{C}) 、大气 CO₂浓度 ($\mu \text{mol}/\text{mol}$)、相对湿度 (h_s) 等环境因子。叶室内 PAR 设置为 1500 $\mu \text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,该值为玉米光饱和平均值。 叶室内温度和 CO₂浓度与外界一致,流速设置为 300 $\mu \text{mol}/\text{s}$ 。每个处理选择 3 株玉米。

1.3 气孔导度模型

1.3.1 Jarvis 模型

Jarvis 模型^[11]是典型阶乘型的经验模型,模型假设不考虑变量之间的协同作用,是一连串单因子校正系数的函数。模型主要包括 5 个环境变量,即辐射、温度、湿度、CO₂浓度和叶片水势。本研究中,不考虑辐射和 外界 CO₂浓度的影响,水汽压亏缺 *D* 的影响函数采用 Leuning 提出的形式^[13],温度 *T* 的影响函数采用 Hofstra & Hesketh 提出的二次曲线方程^[32]:

$$g_s = \frac{1 - b_1 D}{1 + b_2 D} (c_1 + c_2 T + c_3 T^2)$$
(3)

式中, D 表示水汽压亏缺(kPa), b_1 、 b_2 、 c_1 、 c_2 、 c_3 均为拟合参数。

1.3.2 Ball-Woodrow-Berry 模型

Ball 等考虑到气孔具有维持胞间 CO₂浓度为常数的功能,在稳定状态下当叶片表层 CO₂浓度和大气湿度 不变时,气孔导度与净光合速率具有线性关系,据此提出了 Ball-Woodrow-Berry 模型^[12](简称 BWB 模型)。

$$g_s = m \frac{A_n h_s}{C_s} + g_0 \tag{4}$$

式中, C_s 表示叶片表面 CO₂浓度(μ mol mol⁻¹), $m \setminus g_0$ 为拟合参数。

1.3.3 Ball-Berry-Leuning 模型

由于 BWB 模型不能描述在低 CO₂浓度时气孔行为,在 C_s达到 CO₂补偿点 Γ 时,不能准确模拟气孔导度。 Leuning 将模型中 C_s 修正为C_s- $\Gamma^{[33]}$ 。另外,由于气孔对 D 响应比 h_s 更直接,Leuning 进一步修正模型,将模型 中 h_s 修正为 D 的函数^[13](简称 BBL 模型)。

$$g_s = m \frac{A_n}{(C_s - \Gamma) \left(1 + \frac{D}{D_0}\right)} + g_0$$
(5)

式中, Γ 表示 CO₂补偿点(µmol/mol), $m_{\chi g_0}$ 和 D_0 为拟合参数。按照 Brooks & Farquhar 提出的经验方法^[34], C₃植物的补偿点与叶温存在关系 Γ_{C_3} = 42.7 + 1.68(T_l – 25) + 0.012(T_l – 25)², 根据 Yu 等研究, C₄植物的补偿点约为 C₃植物的 1/10^[20], 即 Γ_{C_4} = 0.1 Γ_{C_3} , 以此计算春玉米 CO₂补偿点。 **1.3.4**最优气孔导度模型

Medlyn 等结合最优气孔行为理论^[35],认为气孔最大化碳获得的同时最小化水分损失,并假设大气 CO₂浓度 *C*_a远大于 CO₂补偿点,且只考虑 RuBP 再生限制光合作用,提出了以下模型^[14](简称 USO 模型):

$$g_{s} = 1.6 \left(1 + \frac{g_{1}}{\sqrt{D}} \right) \frac{A_{n}}{C_{a}} + g_{0}$$
(6)

$$g_1 = \sqrt{3\Gamma\lambda/1.6} \tag{7}$$

式中, g_0 和 g_1 为拟合参数, g_1 与 $\sqrt{\Gamma \lambda}$ 成比例, 随碳的边际水消耗 λ (mol H₂O mol⁻¹C)和 CO₂补偿点 Γ 而 增加。

1.3.5 水分响应函数

考虑到植物叶片气孔导度是大气干燥度、土壤供水能力与植物生物学特性共同作用的结果,在本研究中引入土壤湿度的三段线性函数^[36-37]作为水分响应函数以修正气孔导度模型:

$$f(\theta) = \begin{cases} 0 & \theta < \theta_w \\ \frac{\theta - \theta_w}{\theta_f - \theta_w} & \theta_w \le \theta \le \theta_f \\ 1 & \theta > \theta_f \end{cases}$$
(8)

式中, θ_w 、 θ 、 θ_f 分别为土壤凋萎湿度、土壤实际含水量和土壤田间持水量。0—50 cm 平均田间持水量为 21.8%, 土壤凋萎湿度为 6.1%(均为质量含水量)。

引入水分响应函数后修正的 Jarvis 模型、BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型分别简称 Jarvis-M 模型、BWB-M 模型、BBL-M 模型和 USO-M 模型。

$$g_s = \frac{1 - b_1 D}{1 + b_2 D} (c_1 + c_2 T + c_3 T^2) \cdot f(\theta)$$
(9)

4

$$g_s = m \frac{A_n h_s \cdot f(\theta)}{C_s} + g_0 \tag{10}$$

$$g_s = m \frac{A_n \cdot f(\theta)}{(C_s - \Gamma) \left(1 + \frac{D}{D_0}\right)} + g_0$$
(11)

$$g_s = 1.6 \left(1 + \frac{g_1 \sqrt{f(\theta)}}{\sqrt{D}} \right) \frac{A_n}{C_a} + g_0$$
(12)

1.4 模型评价

试验观测数据采用 Sigmaplot 12.5 (SYSTAT Software, USA)进行拟合,确定模型参数并给出拟合度(R^2) 和显著性。以均方根误差(RMSE)、归一化均方根误差(NRMSE)、相对误差(RE)、模型斜率(b_0)和 AIC 信 息准则(Akaike information criterion)评价各模型模拟效果。RMSE、NRMSE、AIC、RE 和 b_0 的计算公式如下:

RMSE =
$$\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (O_i - M_i)^2}{n}}$$
 (13)

NRMSE =
$$\frac{\sqrt{\frac{1}{n}\sum_{1}^{n} (O_i - M_i)^2}}{\overline{O}} \times 100\%$$
 (14)

$$RE = \frac{\sum \left(\left| O_i - M_i \right| / O_i \right)}{n}$$
(15)

$$b_0 = \frac{\sum_{i=1}^{n} O_i M_i}{\sum_{i=1}^{n} O_i^2}$$
(16)

$$AIC = n \cdot \ln \frac{\sum_{i=1}^{n} (O_i - M_i)^2}{n} + 2(k+1)$$
(17)

式中, O_i 表示实测值; M_i 表示观测值; n 为样本数; k 为模型中参数的个数。 R^2 越接近1,表明模型模拟效果越好; RMSE、NRMSE 和 *RE* 值越小,说明模拟效果越好; 模型斜率 b_0 反映了模型造成高估或低估,当 $b_0 > 1$ 时, 表示高估, $b_0 < 1$ 时表示低估, b_0 越接近1,模拟效果越好。

2 结果与分析

2.1 观测期间土壤水分及气孔导度变化

春玉米持续干旱过程中土壤水分变化见图 1。观 测期间对照处理 Control 的土壤相对湿度(SRWC)基本 维持在 65%±5%范围内。两个干旱处理 D1 和 D2 的 SRWC 均随处理时间延长而降低,在 7 月 22 日,D1 和 D2 的 SRWC 分别比对照处理 Control 的 SRWC 低 43.94%和43.90%。7 月 27 日处理 D1 复水,在 7 月 29 日,处理 D1 的 SRWC 有一定上升,干旱处理 D2 的



图 1 观测期间各处理土壤水分变化

Fig.1 The soil relative water content of each treatment during the experiment

SRWC 比对照处理 Control 的 SRWC 低 51.62%。观测期间, D2 处理的 SRWC 平均每天降低 1.39%。观测期间 各处理叶片气孔导度值见表 2。

	Table 2 Lea	f stomatal conductance	of spring maize on each	observation	
处理	7月1日	7月7日	7月14日	7月22日	7月29日
Treatment	July 1st	July 7th	July 14th	July 22th	July 29th
对照 Control	0.39 ± 0.07	0.34 ± 0.04	0.28 ± 0.02	0.17 ± 0.02	0.24 ± 0.03
干旱处理 1 Drought 1	0.39 ± 0.03	0.30 ± 0.05	0.21 ± 0.05	0.18 ± 0.03	0.18 ± 0.01
干旱处理 2 Drought 2	0.40 ± 0.05	0.25 ± 0.01	0.18 ± 0.02	0.17 ± 0.01	0.17 ± 0.04

表 2 观测期间春玉米叶片气孔导度/ $(mol m^{-2} s^{-1})$

2.2 春玉米持续干旱过程中的气孔导度模拟

采用复水前观测数据进行气孔导度模拟, Jarvis 模型、BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型及其水分修正模 型模拟结果见表 3,所有模型均通过显著性检验(P<0.05)。Jarvis 模型、BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型及 其水分修正模型模拟值与观测值的线性关系见图 2。BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型模拟值与观测值较接 近;引入土壤水分响应函数后, BWB-M 模型和 USO-M 模型的模拟值分别较 BWB 模型和 USO 模型模拟值更 接近观测值,而 BBL-M 模拟值较 BBL 模型略远离观测值。未引入土壤水分响应函数时,模型模拟效果表现 为 BBL 模型 R²最高,其次是 USO 模型和 BWB 模型, Jarvis 模型最低;引入水分响应函数后,模型模拟效果表 现为 USO-M 模型 R²最高,其次是 BBL-M 模型和 BWB-M 模型, Jarvis-M 模型最低。引入土壤水分响应函数 后, BWB 和 USO 模型的 R²有所提高,分别由 0.77 和 0.89 提高到 0.81 和 0.91; 而 Jarvis 和 BBL 模型的 R²反而 降低,分别由 0.56 和 0.92 下降到 0.38 和 0.85。

模型		参数 Parameters				\mathbf{p}^2	F	D
Models	\mathbf{b}_1	\mathbf{b}_2	c_1	c_2	c_3	К	ľ	1
Jarvis	1.5462	2.0589	-22.1183	1.1995	-0.0165	0.56	10.704	< 0.0001
Jarvis-M	0.7833	-0.9006	14.6826	-0.8619	0.0133	0.38	5.1067	0.0025
	m	\mathbf{g}_0						
BWB	7.5426	-0.0925				0.77	120.9157	< 0.0001
BWB-M	6.3946	0.1314				0.81	162.0454	< 0.0001
	m	\mathbf{g}_0	D_0					
BBL	6.4979	-0.0316	1.8512			0.92	197.3679	< 0.0001
BBL-M	5.5813	0.1406	2.0727			0.85	106.0741	< 0.0001
	g_1	g_0						
USO	1.4456	-0.048				0.89	305.9229	< 0.0001
USO-M	1.3143	0.015				0.91	370.777	< 0.0001

表 3 气孔导度模型及其水分修正模型参数 (n=39) Table 3 Parameters of stomatal conductance models and the corresponding modified models (n=39)

进一步给出了气孔导度模型模拟效果评价指标(表4)。在持续干旱条件下,Jarvis 模型和 BBL 模型在引入土壤水分响应函数后,模拟效果均降低,表现为 b₀远离 1,模型低估情况加重,RMSE、NRMSE、*RE*和 AIC 均有所增加,NRMSE 分别增加 4.70%和 3.45%,*RE*分别上升 6.02%和 2.00%。Jarvis 模型在引入土壤水分修正项后模拟效果下降幅度超过 BBL 模型。BWB 模型和 USO 模型在引入土壤水分响应函数后,模拟效果均提高,表现为 b₀向 1 靠近,模型低估情况改善,RMSE、NRMSE、*RE*和 AIC 均有所降低,NRMSE 分别降低 1.99%和 1.02%,*RE*分别降低 3.20%和 0.63%。BWB 模型在引入水分响应函数后模拟效果改进幅度较 USO 模型大。总体来看,未引入土壤水分响应函数时,模型模拟效果表现为 BBL 模型最优,其次是 USO 模型,BWB 模型,Jarvis 模型最差;在引入土壤水分响应函数后,模型模拟效果表现为 USO-M 模型最优,其次是 BBL-M 模





图中黑色虚线为1:1线

型,BWB-M模型,Jarvis-M模型最差。引入土壤水分响应函数对 Jarvis模型和 BWB模型的模拟效果影响较大,对 BBL模型和 USO模型的模拟效果影响较小。

	Table 4 Performance of four	r stomatal conductance r	nodels and the correspo	onding modified models	(n=39)
模型 Models	均方根误差 RMSE Root mean square error/ (mol m ⁻² s ⁻¹)	归—化均方根 误差 NRMSE Normalized root mean square error/%	相对误差 RE Relative error/%	模型斜率 b ₀ Model slope	AIC 信息准则 Akaike information criterion
Jarvis	0.0661	25.00	22.93	0.945	-200
Jarvis-M	0.0785	29.70	28.95	0.923	-186
BWB	0.0481	18.19	16.35	0.971	-231
BWB-M	0.0428	16.20	13.15	0.977	-240
BBL	0.0287	10.86	9.92	0.990	-269
BBL-M	0.0378	14.31	11.91	0.982	-247
USO	0.0326	12.34	11.32	0.992	-261
USO-M	0.0299	11.32	10.69	0.993	-268

表 4 气 1 导度模型

2.3 土壤相对湿度对气孔导度模拟的影响分析

根据剩余气孔导度(模拟值-观测值)与土壤相对湿度(SRWC)关系(图3),在低土壤水分下,Jarvis 模型、 BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型均造成气孔导度高估,且 Jarvis 模型和 BWB 模型高估较重;在高土壤水分 下,Jarvis 模型、BWB 模型、BBL 模型和 USO 模型均造成气孔导度低估,且 Jarvis 模型和 BWB 模型低估较重。 引入土壤水分响应函数后,Jarvis-M 模型在低土壤水分下严重低估,高土壤水分下高估;BWB-M 模型、BBL-M 模型和 USO-M 模型的剩余气孔导度几乎不受土壤相对湿度的影响。

总体来看, Jarvis 模型在当前持续干旱条件下表现不稳定, 低估和高估幅度较大, 其次是 BWB 模型, 而 BBL 模型和 USO 模型在持续干旱条件下相对稳定, 低估和高估幅度较小。土壤水分响应函数的引入, 对 Jarvis 模型和 BWB 模型影响相对较大, 而对 BBL 模型和 USO 模型影响相对较小。





Fig.3 The relationship between the residuals (estimated g_s -observed g_s) and soil relative water content

图中黑色虚线表示剩余气孔导度为0;黑色实线为初始模型剩余气孔导度与土壤相对含水量的线性关系;红色实线为水分修正模型剩余气 孔导度与土壤相对含水量的线性关系

叶片气孔导度观测值及4种气孔导度模型及其水分修正模型的模拟值与SRWC所建立的回归方程,均通过0.05水平显著性检验(表5)。图4给出了叶片气孔导度观测值与SRWC拟合曲线的95%置信区间及模拟值与SRWC拟合曲线。以模拟值与SRWC的拟合曲线是否超出观测值与SRWC拟合曲线的95%置信区间为判断依据,在当前土壤水分条件下(33%<SRWC<83%),BBL模型和USO模型模拟值基本在观测值置信区间范围内,表明BBL模型和USO模型具有一定的稳定性,无论是否引入水分响应函数,在当前土壤水分条件下具有明显优势,可以应用在持续干旱过程。BWB模型在SRWC>76%时,模拟值与SRWC的拟合曲线超出观测值与SRWC拟合曲线的95%置信区间,在引入水分响应函数后,模拟值基本在观测值置信区间范围内,表明BWB模型的适用土壤水分范围为33%<SRWC<76%,在高于该范围时,须引入水分响应函数后,在SRWC<50%时超出范围,即修正后的模型适用于SRWC>60%。

3 结论与讨论

全球变暖,森林砍伐和城市化预计将增加未来干旱的严重性和频率^[3]。气孔导度体现了植物 H₂O 保护和 CO₂捕获的矛盾需求之间的权衡^[38]。气孔导度的准确模拟直接影响到植物生产力和水分利用效率^[17],以及植被与大气之间通量交换模拟的准确性^[39]。鱼腾飞等^[10]对极端干旱区多枝怪柳叶片气孔导度对空气湿

度的响应研究表明,BWB模型模拟效果优于 BBL模型。高冠龙等^[21]研究表明,Jarvis模型对极端干旱条件下中幼龄胡杨林气孔导度的模拟精度高于 BWB模型。Ji等^[19]研究发现,USO模型无论是否引入水分响应函数在不同年际间玉米的模拟中均比 BWB模型和 Jarvis模型表现更稳定和更准确,且 USO-M模型比 USO模型更准确。本研究中,BBL模型在春玉米持续干旱过程中表现最好,其次是 USO模型和 BWB模型,Jarvis模型表现最差。研究结果的不同,表明受研究对象、试验区域、环境条件、时间尺度等的影响,气孔导度模型模拟效果有所不同,在选择气孔导度模型时,更应综合考虑这些影响因素。

Table 5 The regression equations of stomatal conductance and SKWC $(n-57)$							
模型 Models	回归方程 Regression equations	R^2	F	Р			
g _s	$y = 0.1525 - 0.0015x + 0.00005588x^2$	0.635	31.3158	<0.0001			
Jarvis	$y = 0.3248 - 0.0066x + 0.000089913x^2$	0.6676	36.1547	< 0.0001			
Jarvis-M	$y = -0.17 + 0.007x + 0.0000028045x^2$	0.9308	242.1215	< 0.0001			
BWB	$y = 0.0053 + 0.0058x - 0.00002058x^2$	0.4269	13.4092	< 0.0001			
BWB-M	$y = 0.0354 + 0.0025x + 0.000025158x^2$	0.9256	223.839	< 0.0001			
BBL	$y = 0.0112 + 0.0044x - 0.00000000000081642x^2$	0.574	24.2487	< 0.0001			
BBL-M	$y = -0.0395 + 0.0053x - 0.00000000000010381x^2$	0.8864	140.4964	< 0.0001			
USO	$y = -0.0095 + 0.0053x - 0.0000080023x^2$	0.5515	22.1339	< 0.0001			
USO-M	$y = -0.0268 + 0.0052x - 0.0000020706x^2$	0.7098	44.0183	<0.0001			

表 5 气孔导度观测值及模拟值与 SRWC 回归方程 (n=39)



图 4 气孔导度模拟值及观测值与 SRWC 拟合曲线

Fig.4 The fitting curves of stomatal conductance and SRWC

图中黑色虚线表示观测值与土壤相对含水量拟合曲线的 95%置信区间上、下限

当前,大部分气孔导度模型的应用未考虑土壤水分变化对叶片气孔导度的影响^[40],主要原因是目前对土壤水分影响叶片气孔导度的机理认识仍然不足^[27]。本研究中引入土壤湿度的三段线性函数表征土壤供水能

力对气孔导度的影响,结果表明,在持续干旱条件下,引入土壤水分响应函数会提高 BWB 模型和 USO 模型的 拟合效果,而降低 Jarvis 模型和 BBL 模型模拟效果。引入土壤水分响应函数后,模型模拟效果表现为 USO-M 模型> BBL-M 模型>BWB-M 模型>Jarvis-M 模型。以气孔导度模型模拟值与 SRWC 的拟合曲线是否超出观测 值与 SRWC 拟合曲线的 95% 置信区间为判断依据,在土壤水分范围为 33% < SRWC < 83%条件下,无论是否 引入水分响应函数,BBL 模型和 USO 模型均适用,表明 BBL 模型和 USO 模型具有一定的稳定性。BWB 模型 的适用土壤水分范围为 33% < SRWC < 76%,在高于该范围时,须引入土壤水分响应函数。尽管 Jarvis 模型 模拟效果一般,但在土壤水分范围在 33% < SRWC < 83%条件下均适用。

Jarvis 模型假设各环境因子独立作用于植物气孔,忽视环境因子间的相互作用。模型中参数没有明确生 物学意义,且随品种和地域而变,需要许多覆盖范围广泛的环境条件数据来估计参数值,参数确定较复杂[41]。 本研究中通过田间模拟试验获得的土壤湿度范围较宽,但总体数据量较少,可能是 Jarvis 模型模拟效果较差 的原因之一,未来可以考虑在干旱条件下进行光合-CO,浓度响应曲线和光合-光响应曲线的观测,以获得覆 盖更广范围的其他环境条件数据进一步估算 Jarvis 模型参数。水分胁迫会改变气孔导度与光合速率之间的 线性关系,因此,BWB模型在水分胁迫条件下不再适用。Zhang等^[42]研究表明,必须考虑气孔导度模型参数 受干旱影响发生下降,否则会高估气孔导度。BWB模型的参数个数较少,便于对模型改进后用于极端环境条 件。本研究中引入土壤水分响应函数对 BWB 模型进行修正,发现修正后模型可在当前持续干旱条件下的土 壤水分范围内适用。根据以往研究, BWB 模型和 BBL 模型中参数 m 在 C₄植物的平均值为 5.8±3.8^[43], 本研 究结果中,BWB模型中参数 m 在春玉米的值为 7.5426,BBL 模型中参数 m 的值为 6.4979,基本在平均范围 内,同时,引入土壤水分响应函数后,改进的 BWB 模型和 BBL 模型中参数 m 均有所降低,与前人研究结果一 致。基于最优气孔行为理论发展的 USO 模型中参数 g1,与边际水消耗 λ 具有一定的比例关系,参数具有生 物学含义,可以用来描述植物的水分利用策略^[14]。但λ与土壤湿度的定量关系在当前应用中采用经验拟合 方法[16],这限制了模型的应用。试验期间春玉米处于拔节期—抽雄期,试验通过持续干旱控水达到的土壤相 对湿度范围为 33%—83%,春玉米在更高水分区数据缺少,难以反映各模型在更高水分区的适用性。未来应 综合考虑研究对象、研究区域、环境条件等选择合适的气孔导度模型,在模型应用中注意模型的适用土壤水分 范围及干旱对气孔导度的影响,以提高模型模拟植被应对水分亏缺的能力,为准确预测气候变化背景下植物 和大气之间的碳、水交换提供依据。

参考文献(References):

- [1] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, Braun N, Little B B, Rejesus R M, Hammer G L. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. Science, 2014, 344(6183); 516-519.
- [2] Gholipoor M, Choudhary S, Sinclair T R, Messina C D, Cooper M. Transpiration response of maize hybrids to atmospheric vapour pressure deficit. Journal of Agronomy and Crop Science, 2013, 199(3): 155-160.
- [3] Cairns J E, Sonder K, Zaidi P H, Verhulst N, Mahuku G, Babu R, Nair S K, Das B, Govaerts B, Vinayan M T, Rashid Z, Noor J J, Devi P, Vicente F S, Prasanna B M. Chapter one-Maize production in a changing climate: impacts, adaptation, and mitigation strategies. Advances in Agronomy, 2012, 114: 1-58.
- [4] Sicher R C Jr, Kim S H. Photosynthesis, growth and maize yields in the context of global change // Prioul C, Thévenot M T, eds. Advances in Maize, Essential Reviews in Experimental Biology. London: Society of Experimental Biology, 2011,3: 373-392.
- [5] Vialet-Chabrand S R M, Matthews J S A, McAusland L, Blatt M R, Griffiths H, Lawson T. Temporal dynamics of stomatal behavior: modeling and implications for photosynthesis and water use. Plant Physiology, 2017, 174(2): 603-613.
- [6] Marchin R M, Broadhead A A, Bostic L E, Dunn R R, Hoffmann W A. Stomatal acclimation to vapour pressure deficit doubles transpiration of small tree seedlings with warming. Plant, Cell & Environment, 2016, 39(10): 2221-2234.
- [7] Bunce J A. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field. Global Change Biology, 2000, 6(4): 371-382.
- [8] Tardieu F, Davies W J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. Plant, Cell & Environment, 1993, 16(4): 341-349.

- [9] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 2003, 424(6951): 901-908.
- [10] 鱼腾飞,冯起,司建华.极端干旱区多枝柽柳叶片气孔导度的环境响应模拟.植物生态学报,2012,36(6):483-490.
- [11] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1976, 273(927): 593-610.
- [12] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions // Biggins J, ed. Progress in Photosynthesis Research. Dordrecht: Springer, 1987; 221-224.
- [13] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. Plant, Cell & Environment, 1995, 18(4): 339-355.
- [14] Medlyn B E, Duursma R A, Eamus D, Ellsworth D S, Prentice I C, Barton C V M, Crous K Y, De Angelis P, Freeman M, Wingate L. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2134-2144.
- [15] Bonan G B, Williams M, Fisher R A, Oleson K W. Modeling stomatal conductance in the earth system: linking leaf water-use efficiency and water transport along the soil-plant-atmosphere continuum. Geoscientific Model Development, 2014, 7(5): 2193-2222.
- [16] De Kauwe M G, Kala J, Lin Y S, Pitman A J, Medlyn B E, Duursma R A, Abramowitz G, Wang Y P, Miralles D G. A test of an optimal stomatal conductance scheme within the CABLE land surface model. Geoscientific Model Development, 2015, 8(2): 431-452.
- [17] 魏征,刘钰,许迪,蔡甲冰,张宝忠. 基于叶片气孔导度提升的冬小麦冠层阻抗估算模型的应用和对比. 科学通报, 2013, 58(18): 1775-1783.
- [18] 王治海,刘建栋,刘玲,邬定荣,毕建杰.几种气孔导度模型在华北地区适应性研究.中国农业气象,2012,33(3):412-416.
- [19] Ji S, Tong L, Kang S, Li F, Lu H, Du T, Li S, Ding R. A modified optimal stomatal conductance model under water-stressed condition. International Journal of Plant Production, 2017, 11(2): 295-314.
- [20] Yu G R, Zhuang J, Yu Z L. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. Journal of Plant Physiology, 2001, 158(7): 861-874.
- [21] 高冠龙,张小由,鱼腾飞,常建峰,赵虹.极端干旱条件下胡杨叶片气孔导度模拟.干旱区地理,2016,39(3):607-612.
- [22] 罗紫东,关华德,章新平,刘娜,张赐成,王婷.桂花树冠层气孔导度模型的优化及其参数分析.生态学报,2016,36(13):3995-4005.
- [23] 王玉辉,周广胜. 羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模拟. 植物生态学报, 2000, 24(6): 739-743.
- [24] 周莉,周广胜,贾庆宇,吕国红,谢艳兵,赵先丽.盘锦湿地芦苇叶片气孔导度的模拟.气象与环境学报,2006,22(4):42-46.
- [25] 高冠龙,张小由,常宗强,鱼腾飞,赵虹.植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展.生态学报,2016,36(6):1491-1500.
- [26] Wang H L, Guan H D, Deng Z J, Simmons C T. Optimization of canopy conductance models from concurrent measurements of sap flow and stem water potential on Drooping Sheoak in South Australia. Water Resources Research, 2014, 50(7): 6154-6167.
- [27] Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(9): 1419-1438.
- [28] Anjum S A, Wang L C, Farooq M, Hussain M, Xue L L, Zhou C M. Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197(3): 177-185.
- [29] 赵锦,杨晓光,刘志娟,吕硕,王静,陈阜.全球气候变暖对中国种植制度的可能影响 X. 气候变化对东北三省春玉米气候适宜性的影响. 中国农业科学, 2014, 47(16): 3143-3156.
- [30] 范嘉智,王丹,胡亚林,景盼盼,王朋朋,陈吉泉.最优气孔行为理论和气孔导度模拟.植物生态学报,2016,40(6):631-642.
- [31] 米娜, 蔡福, 张玉书, 纪瑞鹏, 于文颖, 张淑杰, 方缘. 不同生育期持续干旱对玉米的影响及其与减产率的定量关系. 应用生态学报, 2017, 28(5); 1563-1570.
- [32] Hofstra G, Hesketh J D. The effect of temperature on stomatal aperture in different species. Canadian Journal of Botany, 1969, 47(8): 1307-1310.
- [33] Leuning R. Modelling stomatal behaviour and and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. Australian Journal of Plant Physiology, 1990, 17(2): 159-175.
- [34] Brooks A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light: estimates from gas-exchange measurements on spinach. Planta, 1985, 165(3): 397-406.
- [35] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. Symposia of the Society for Experimental Biology, 1977, 31: 471-505.
- [36] Dolman A J. A multiple-source land surface energy balance model for use in general circulation models. Agricultural and Forest Meteorology, 1993, 65(1/2): 21-45.
- [37] Wang Y P, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I:: model description and comparison with a multi-layered model. Agricultural and Forest Meteorology, 1998, 91(1/2): 89-111.
- [38] Pantin F, Monnet F, Jannaud D, Costa J M, Renaud J, Muller B, Simonneau T, Genty B. The dual effect of abscisic acid on stomata. New Phytologist, 2013, 197(1): 65-72.

- [39] Ran L M, Pleim J, Song C H, Walker J T, Binkowski F S. A photosynthesis-based two-leaf canopy stomatal conductance model for meteorology and air quality modeling with WRF/CMAQ PX LSM. Journal of Geophysical Research, 2017, 122(3): 1930-1952.
- [40] Janka E, Körner O, Rosenqvist E, Ottosen C O. A coupled model of leaf photosynthesis, stomatal conductance, and leaf energy balance for chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*). Computers and Electronics in Agriculture, 2016, 123: 264-274.
- [41] Baldocchi D. A lagrangian random-walk model for simulating water vapor, CO₂ and sensible heat flux densities and scalar profiles over and within a soybean canopy. Boundary-Layer Meteorology, 1992, 61(1/2): 113-144.
- [42] Zhang N Y, Li G, Yu S X, An D S, Sun Q, Luo W H, Yin X Y. Can the responses of photosynthesis and stomatal conductance to water and nitrogen stress combinations be modeled using a single set of parameters? Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 328.
- [43] Miner G L, Bauerle W L, Baldocchi D D. Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis: a review. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(7): 1214-1238.